第 38 卷第 3 期 生 态 学 报 Vol.38,No.3
2018 年 2 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Feb.,2018

DOI: 10.5846/stxb201612272685
江波,周先容,尚进,汪建华,宋航,秦明一,刘雪凝,王庆.中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态.生态学报,2018,38(3):1016-1027.
Jiang B, Zhou X R, Shang J, Wang J H, Song H, Qin M Y, Liu X N, Wang Q.Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch., a plant endemic to China.Acta Ecologica Sinica,2018,38(3):1016-1027.

中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态

江 波,周先容*,尚 进,汪建华,宋 航,秦明一,刘雪凝,王 庆
长江师范学院生命科学与技术学院, 涪陵 408100

摘要:为了掌握中国特有裸子植物巴山榧树的种群现状,预测种群数量动态趋势,以分布于重庆、四川、陕西、湖北、安徽、河南和甘肃等省市的 15 个地点的残存巴山榧树种群为对象,建立巴山榧树种群径级结构和高度级结构图,编制种群静态生命表,绘制种群存活曲线、死亡率和消失率曲线,同时结合谱分析方法分析种群数量动态变化。结果表明:巴山榧树种群密度较低,平均为 5.33 株/100m^2,其中神农架种群(SN)密度最高,为 9.58 株/100m^2,城口种群(CK)密度最低,为 2.75 株/100m^2。径级结构中低龄级个体占有较高的比例,种群表现为增长型年龄结构;不同局域种群的径级结构差异明显,除宝兴种群(BX)外,其余种群的径级分布不完整。高度级结构中低于 6m 的个体占 88.74%,绝大多数个体处于群落灌木层。种群的生命期望在不同龄级间波动明显,第 3、7 龄级的生命期望较低。巴山榧树种群存活曲线趋于 Deevey-Ⅲ型;死亡率曲线和消失率曲线变化趋势一致,均在第 3、7 龄级出现峰值。巴山榧树种群的数量动态除受基波的影响外,在 3、5、7 龄级还显示出明显的小周期波动。巴山榧树为长寿命孑遗植物,呈岛屿化斑块分布,种群规模小,自然更新能力差,面临灭绝的危险,应及时加以保护。

关键词:巴山榧树;种群密度;径级结构;高度级结构;静态生命表;存活曲线;谱分析

Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch., a plant endemic to China

JIANG Bo, ZHOU Xianrong*, SHANG Jin, WANG Jianhua, SONG Hang, QIN Mingyi, LIU Xuening, WANG Qing
College of Life Science and Technology, Yangtze Normal University, Fuling 408100, *China*

Abstract: *Torreya fargesii* is an endangered species that is endemic to China and under second-class state protection. Our previous studies indicated that *T. fargesii* is distributed from the Qinling, Dabashan, Qionglaishan, and Daloushan mountains to the Wushan, Wulingshan, and Dabieshan mountains, which are located in subtropical regions 800—2700m above sea level. Although *T. fargesii* has a wide distribution and occurs in many different locations, most populations have only a few individuals and occupy a small area. To better understand the status of *T. fargesii* populations and propose a protection strategy, we investigated the population structure and dynamics of stands across the region. Plots that covered a total of 18000m^2 were established at 15 sites in Chongqing, Sichuan, Shaanxi, Hubei, Anhui, Henan, and Gansu. Diameter- and height-class structure diagrams and a static life table were created, and the mortality and disappearance rates, as well as survivorship curves, were determined. Spectral analysis was used to analyze dynamic changes in population quantity. The findings showed that *T. fargesii* has a low population density, averaging 5.33 plants/100m^2. Population density was highest in Shennongjia (9.58/100m^2) and lowest in Chengkou (2.75/100m^2). The diameter-class structure of *T. fargesii* showed an expanding age structure, with a higher percentage of younger age-class individuals. There were

基金项目:国家自然科学基金项目(31470568)
收稿日期:2016-12-27; **网络出版日期**:2017-10-20

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zxrfsy@ 163.com

variations in the diameter-class structure among the different populations and the diameter-class distributions of all populations were incomplete (i.e., all size classes were not represented), except in the Baoxing population. Within the height-class distribution of the *T. fargesii* populations, individuals of less than 6m accounted for 88.74% of all trees, and most individuals were within the shrub layer at their respective sites. The populations' life expectancy rates varied greatly among the different age classes, and the life expectancy of the third and seventh age classes were relatively low. The survivorship curve of the *T. fargesii* populations tended to correspond to the Deevey-III type curve, whereas the mortality and disappearance rate curves exhibited the same trend of having peaks in the third and seventh age classes. Spectral analysis showed that the population dynamics of *T. fargesii* followed one major trend, and there were a few clear fluctuations in smaller cycles of growth and death. *T. fargesii* is an old and long-lived plant with patchy isolated distribution, small population sizes, and poor natural regeneration. Thus, *T. fargesii* is in danger of extinction and should be protected before it is too late.

Key Words: *Torreya fargesii*; population densities; diameter class structure; height class structure; static life table; survivorship curve; spectral analysis

种群是在一定时间内占据一定空间的同种生物个体的总和,种群结构和动态是种群生态学的重要研究内容[1-2]。种群结构不仅能够反映种群内不同大小个体数量的分布和配置状况,而且能够体现种群动态[3]。种群结构变化、存活曲线和生命表是研究种群数量动态变化的核心内容[4]。谱分析是探讨种群分布的波动性和年龄更替过程周期性的数学工具,种群的天然更新过程可通过不同龄级株数的分布波动来表现[5]。因此,采用种群结构分析和存活曲线、生命表、谱分析等动态评价方法揭示种群的空间特征和数量特征,对珍稀濒危植物种群及群落的保护、更新和生态恢复具有重要意义。

巴山榧树(*Torreya fargesii* Franch.)隶属于红豆杉科(Taxaceae)榧树属,是我国特有的第三纪珍稀孑遗植物[6];同时也是良好的材用植物、油脂植物和荒山造林树种[7],具有较大的研究价值和保护价值。目前,巴山榧树分布区范围日益缩小,零星分布于秦岭南坡、大巴山、邛崃山、大娄山、巫山、武陵山、大别山等海拔 800—2700m 的亚热带山区常绿阔叶林、针阔叶混交林、常绿落叶阔叶混交林或灌丛中[8-9],已处于易危状态[10],被列为国家Ⅱ级重点保护植物[11]。因此,加强巴山榧树的保护迫在眉睫。

到目前为止,对巴山榧树的研究主要集中于资源与地理分布[8-9]、遗传多样性[12-14]和种子特性[15-16]等方面,对巴山榧树种群、群落生态特征亦有少量报道,但仅涉及个别分布区灌丛群落特征、物种多样性和种群生态位等方面[17-21]。长期以来,由于对巴山榧树群落特征和种群现状了解不够深入,对巴山榧树天然林的保护认识不足,致使巴山榧树分布区越来越狭窄,群落退化严重,种群数量急剧降低[8]。为了更全面地掌握巴山榧树的种群现状,本文在前期研究的基础上,以分布于重庆、四川、陕西、湖北、安徽、河南和甘肃的 15 个地点的残存巴山榧树种群为对象,以胸径级代表年龄级的方法分析巴山榧树种群结构,编制巴山榧树种群静态生命表,绘制巴山榧树种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线,应用谱分析方法分析种群周期性波动特征,预测种群发展趋势,旨在为巴山榧树种群及天然林的保护提供科学依据,为阐明巴山榧树物种濒危机制奠定理论基础。

1　研究地概况

研究区选择重庆市南川区金佛山国家级自然保护区、巫山县五里坡国家级自然保护区、城口县大巴山国家级自然保护区,四川省万源市花萼山国家级自然保护区、宝兴县,陕西省略阳县、镇坪县,湖北省神农架国家级自然保护区、竹溪县十八里长峡国家级自然保护区、英山县桃花冲国家森林公园、长阳土家族自治县、五峰土家族自治县,安徽省霍山县佛子岭自然保护区,河南省商城县黄柏山国家森林公园,甘肃省武都区。这些研究区位于我国的亚热带地区,气候为亚热带湿润季风气候,其地理坐标、海拔范围、植物多样性及巴山榧树分

布等见表 1。

表 1　研究地区基本情况

Table 1　Basic situation of studied areas

种群 Populations	种群所在位置 Areas	地理坐标 Geographical coordinates	海拔/m Elevation	植物种类 Plant species	巴山榧树分布 Distribution of *T. fargesii*	参考文献 References
NC	重庆南川金佛山	107°00′—107°22′E 28°50′—29°20′N	580—2251	维管植物 238 科 4587 种	周家石窖、石人峡、靛厂沟	[8-9,22]
WS	重庆巫山五里坡	109°47′—110°10′E 31°15′—31°29′N	170—2680	维管植物 196 科 2646 种	徐家沟、万家沟	[8-9,23]
CK	重庆城口大巴山	108°27′—109°16′E 31°37′—32°12′N	754—2685	维管植物 195 科 3137 种	康家湾、喻家沟、龙洞湾	[8-9,24]
WY	四川万源花萼山	108°00′—108°27′E 31°55′—32°12′N	780—2380	种子植物 144 科 2386 种	项家坪、龙王塘、蒲家沟、康家河	[25]
BX	四川宝兴县	102°25′—103°02′E 30°09′—30°56′N	750—5328	维管植物 160 科 1050 余种	熊家沟、杨店子、扑鸡沟、林家山	[8-9,26]
LY	陕西略阳县	105°42′—106°31′E 33°07′—33°38′N	587—2425	种子植物 265 科 1150 余种	紫竹山、小郭家坝	[8-9]
ZP	陕西镇坪县	109°11′—109°38′E 31°42′—32°13′N	500—2917	数据不详	水洞子、文彩沟	[8-9]
SN	湖北神农架	110°03′—110°33′E 31°21′—31°36′N	398—3105	维管植物 199 科 2770 种	木鱼、新华、松柏镇	[8-9,27]
ZX	湖北竹溪十八里长峡	109°43′—110°28′E 31°30′—31°40′N	570—2740	维管植物 172 科 1652 种	偏桥湾、道事沟、雷打石沟	[28]
YS	湖北英山桃花冲	115°31′—116°04′E 30°31′—31°08′N	600—1698	维管植物 160 科 1100 种	瓦泻排	[8-9,29]
CY	湖北长阳县	110°21′—111°21′E 30°12′—30°46′N	48—2259	维管植物 185 科 1950 余种	余家河、崩尖子	[30]
WF	湖北五峰县	110°15′—111°25′E 29°56′—30°25′N	150—2320	维管植物 194 科 2080 余种	百年关、柴埠溪、后河	[31]
HS	安徽霍山佛子岭	116°08′—116°16′E 30°05′—30°10′N	100—1777	维管植物 173 科 1450 余种	马家河、大核桃园	[8-9,32]
SC	河南商城黄柏山	115°17′—115°23′E 31°23′—31°30′N	300—1353	植物 2116 种	长竹园邓沟	[8-9,33]
WD	甘肃武都区	104°34′—105°38′E 32°47′—33°42′N	667—3600	植物 2100 余种	洛塘、枫相乡	[8-9,34]

NC:南川种群;WS:巫山种群;CK:城口种群;WY:万源种群;BX:宝兴种群;LY:略阳种群;ZP:镇坪种群;SN:神农架种群;ZX:竹溪种群;YS:英山种群;CY:长阳种群;WF:五峰种群;HS:霍山种群;SC:商城种群;WD:武都种群

2　研究方法

2.1　样地调查

在全面踏察的基础上,选择巴山榧树分布较集中、群落保存较完整的地点设置样地,每个研究地区各 1 块,样地面积依群落生境条件及巴山榧树种群大小而异,在 800—2400m^{2}之间,样地总面积共 18000m^2(表 2)。于 2015—2016 年对巴山植物群落进行了生态学调查。采用样方调查法,将各样地划分为 2—6 个 20m×20m 的样方,再将每块样方划分为 16 个 5m×5m 的小样方。对样方内的巴山榧树植株进行每木调查,调查内容包括个体数、高度、胸径(或地径)、冠幅等。

2.2　种群径级结构和高度级结构分析

采用径级代替龄级的方法分析巴山榧树种群的年龄结构。根据巴山榧树的生长规律和生活史特点,参考珙桐(*Davidia involucrata*)[35]、大别山五针松(*Pinus dabeshanensis*)[36]等物种的分级标准,将巴山榧树胸径(DBH)大小划分为 11 个径级(Ⅰ—Ⅺ),其中Ⅰ级幼苗,H<0.33m;Ⅱ级幼树,H≥0.33m,DBH<2.5cm;2.5cm

以上每级间隔 5cm,DBH≥42.5cm 归为Ⅺ级。龄级与胸径大小级对应,即 1 龄级对应第Ⅰ径级,2 龄级对应第Ⅱ径级,依此类推。高度结构的分级标准为:Ⅰ级,H<0.33m;Ⅱ级,0.33≤H<2m;2m 以上每隔 2m 为一个高度级,共划分为 8 级。统计各径级和高度级个体数,以个体所占百分比为横坐标,以径级和高度级为纵坐标,分别制作巴山榧树种群的径级结构图和高度级结构图。

表 2　样地基本情况

Table 2　Basic situation of plots

种群 Populations	种群所在位置 Locations	样地面积/m² Plot size	海拔/m Elevation	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	坡向 Slope direction	坡度 Slope gradient	坡位 Slope site
NC	重庆南川金佛山周家石窖	800	1340	107°08′47″	28°56′18″	SW20°	40°	中部
WS	重庆巫山五里坡徐家沟	1200	1400	110°05′18″	31°17′18″	NE80°	45°	中上部
CK	重庆城口大巴山康家湾	1200	1440	108°54′24″	31°41′32″	NE30°	35°	中部
WY	四川万源花萼山项家坪	1200	1480	108°08′12″	32°07′08″	NW80°	35°	中部
BX	四川宝兴永富熊家沟	2400	1930	102°35′11″	30°37′40″	NW25°	40°	下部
LY	陕西略阳何家岩紫竹山	1200	1060	106°19′36″	33°15′23″	NE70°	45°	中部
ZP	陕西镇坪钟宝水洞子	1200	1400	109°30′38″	31°46′19″	SE67°	50°	中部
SN	湖北神农架木鱼镇	1200	1440	110°23′06″	31°28′17″	SE60°	40°	中部
ZX	湖北竹溪十八里长峡偏桥湾	1200	1080	109°51′19″	31°35′41″	SE66°	42°	中部
YS	湖北英山桃花冲瓦泻排	800	940	116°02′11″	31°00′06″	NW20°	45°	中部
CY	湖北长阳贺家坪余家河	1200	1050	110°44′43″	30°39′42″	NW52°	25°	下部
WF	湖北五峰长乐坪镇百年关	800	1325	110°57′31″	30°13′01″	NE37°	30°	中部
HS	安徽霍山佛子岭马家河	1600	1125	116°11′54″	31°05′44″	SW10°	5°	下部
SC	河南商城黄柏山邓沟	1200	870	115°19′13″	31°23′56″	NW18°	30°	下部
WD	甘肃武都洛塘大山沟	800	1580	105°16′55″	33°01′33″	NE26°	40°	中部

2.3　静态生命表的编制

根据静态生命表的编制原理和方法[37],利用立木径级代表龄级,制作巴山榧树静态生命表,具体参数及计算方法参考项小燕等[36]的方法,并采用匀滑技术对各龄级内的实际个体数进行匀滑修正,以避免生命表中死亡率可能出现负值的情况[38-39]。

2.4　存活曲线、死亡率和消失率曲线的绘制

根据静态生命表,以径级对应的龄级为横坐标,以标准化存活数、死亡率和消失率为纵坐标,分别绘制巴山榧树种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线。

2.5　谱分析

谱分析是傅里叶级数的展开,该方法被广泛应用于种群天然更新过程的研究,以揭示种群数量的周期性波动[40-43],巴山榧树种群的天然更新过程可通过不同龄级个体数的分布波动而表现。傅里叶证明复杂的周期现象可由不同振幅和相应的谐波组成,写成正弦波形式:

$$N_t = A_0 + \sum_{t=1}^{n} A_k \sin(\omega_k t + \theta_k)$$

式中,A_0为周期变化的平均值;t 为时间系列,即种群的各年龄分布;n 为时间系列总长度,即种群的龄级数,为已知的;$A_k(k=1,2,3,\cdots,p)$为各谐波的振幅,其值的大小反映了各周期所起的作用程度,$p=n/2$ 为谐波的总个数;ω_k和 θ_k分别为谐波频率与相角;N_t为 t 时刻种群大小[40-43]。A_0、A_k、ω_k、θ_k等参数由下式估算,即:

$$A_0 = \frac{1}{n}\sum_{t=1}^{n} X_t\ ,\quad A_k^2 = a_k^2 + b_k^2,\ \omega_k = 2\pi k/t, \theta_k = \mathrm{arctg}(a_k/b_k)$$

$$a_k = \frac{2}{n}\sum_{t=1}^{n} X_t \cos\frac{2\pi k(t-1)}{n}\ ,\qquad b_k = \frac{2}{n}\sum_{t=1}^{n} X_t \sin\frac{2\pi k(t-1)}{n}$$

式中,X_t为各龄级的个体数量,即表 3 中 a_x栏所对应的数值。

3 结果与分析

3.1 巴山榧树种群密度

在本次调查的 18000m^{2}代表性样地中共统计到 959 株巴山榧树,巴山榧树种群的平均密度为 5.33 株/100m^2。各局域种群的密度差异明显,神农架种群(SN)密度最高,为 9.58 株/100m^2;城口种群(CK)密度最低,为 2.75 株/100m^2(图 1)。

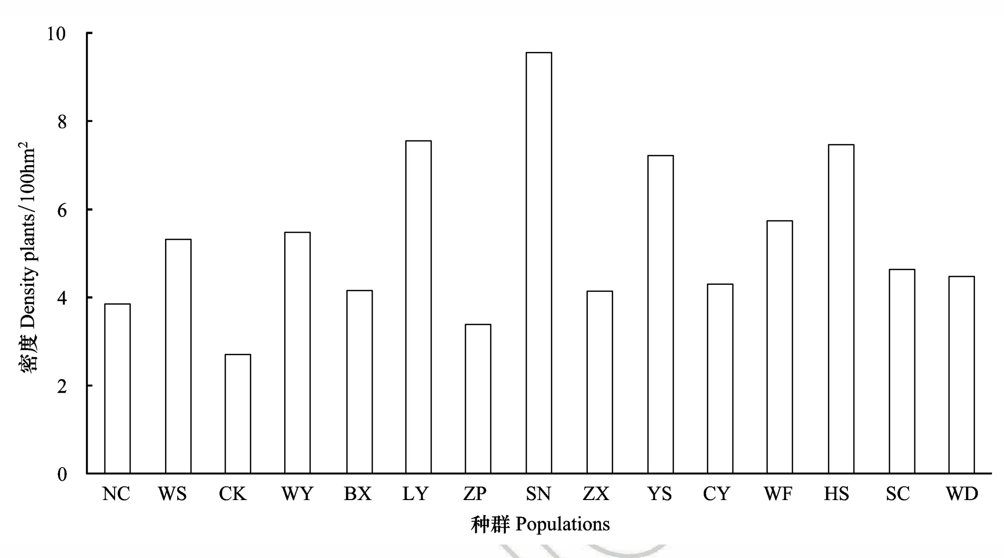


图 1 巴山榧树种群密度

Fig.1 Density of *T. fargesii* populations

NC:南川种群;WS:巫山种群;CK:城口种群;WY:万源种群;BX:宝兴种群;LY:略阳种群;ZP:镇坪种群;SN:神农架种群;ZX:竹溪种群;YS:英山种群;CY:长阳种群;WF:五峰种群;HS:霍山种群;SC:商城种群;WD:武都种群

3.2 巴山榧树种群径级结构

巴山榧树各局域种群的径级结构差异明显,除宝兴种群(BX)外,其余种群的径级分布不完整,均存在不同程度的"断层"现象(图 2),这既反映了不同地区生境对巴山榧树种群径级结构的影响不同,也体现出各局域种群动态变化的差异。根据径级结构的完整程度,可将各局域种群划分为基本正常型和异常型两大类。宝兴种群(BX)、略阳种群(LY)、神农架种群(SN)和竹溪种群(ZX)为基本正常型种群,具有全部或大多数径级,且径级分布连续,各种群中均分布有幼苗(Ⅰ)、幼树(Ⅱ—Ⅳ)和中树(Ⅴ—VIII),表明种群更新发育较好。根据样地调查数据,这 4 个局域种群的幼苗幼树分别占本种群个体总数的 68.00%、76.92%、86.00%和 93.91%,均表现为增长型年龄结构,但种群中Ⅰ级幼苗较少,随着时间的推移,幼龄个体的比例将会逐渐下降,种群难以维持稳定增长。南川种群(NC)、巫山种群(WS)、五峰种群(WF)和商城种群(SC)等 11 个局域种群为异常型种群,它们的径级缺失较严重,且以小径级居多,其中Ⅱ、Ⅲ级幼树占有较高的比例,而Ⅰ级幼苗和Ⅳ级幼树较少或缺失,缺乏Ⅰ级幼苗的种群有城口种群(CK)、万源种群(WY)和商城种群(SC),缺乏Ⅳ级幼树的种群有南川种群(NC)、镇坪种群(ZP)、五峰种群(WF)和霍山种群(HS)。这些局域种群的径级结构基本上呈正态分布,种群中幼苗和中树稀少或缺失,为衰退型种群。

从整个种群来看,巴山榧树种群径级结构完整,其中Ⅰ—Ⅳ级幼苗幼树所占比例较高,分别占总数的 6.78%、51.20%、25.44%和 7.72%,因此巴山榧树种群绝大多数个体处于幼龄期,种群年龄结构大体呈金字塔型,但种群中Ⅰ级幼苗远远少于Ⅱ级幼树,种群的潜在自然更新能力不足,在第Ⅱ级向第Ⅲ、Ⅳ级过渡过程中个体数量锐减,并且中龄个体所占比例极低,种群的稳定性不高,如果这种状况持续下去,有可能导致巴山榧树种群最终走向衰退。



图 2　巴山榧树种群径级结构

Fig.2　The diameter class structure of *T. fargesii* populations

Entire:表示整个种群,represents the entire population

3.3　巴山榧树种群高度级结构

如图 3 所示,在整个巴山榧树种群的高度级结构中,Ⅰ—Ⅳ级个体所占比例较大,分别占总数的 6.78%、45.78%、21.79%和 14.39%,其余高度级的个体数较少,所占比例依次降低,表明绝大多数巴山榧树个体处于所在群落的灌木层。从各局域种群来看,宝兴种群(BX)、略阳种群(LY)、镇坪种群(ZP)、神农架种群(SN)、竹溪种群(ZX)和万源种群(WY)的高度级结构相对完整,具有 6—8 个高度级,其余种群的高度级缺失较为严重,仅具 3—5 个高度级。从平均树高来看,略阳种群(LY)最高,为 4.62m,个体主要分布在Ⅱ、Ⅳ级;其次

为宝兴种群(BX),平均树高为 4.40m,个体主要分布在Ⅱ—Ⅳ级;霍山种群(HS)平均树高最低,仅 1.31m,个体集中分布在Ⅱ级。由于林木高度与胸径之间通常存在正相关关系,因此整个巴山榧树种群的高度级结构与径级结构相似,也近似于金字塔型;各局域种群高度结构差异与它们的径级组成密切相关。

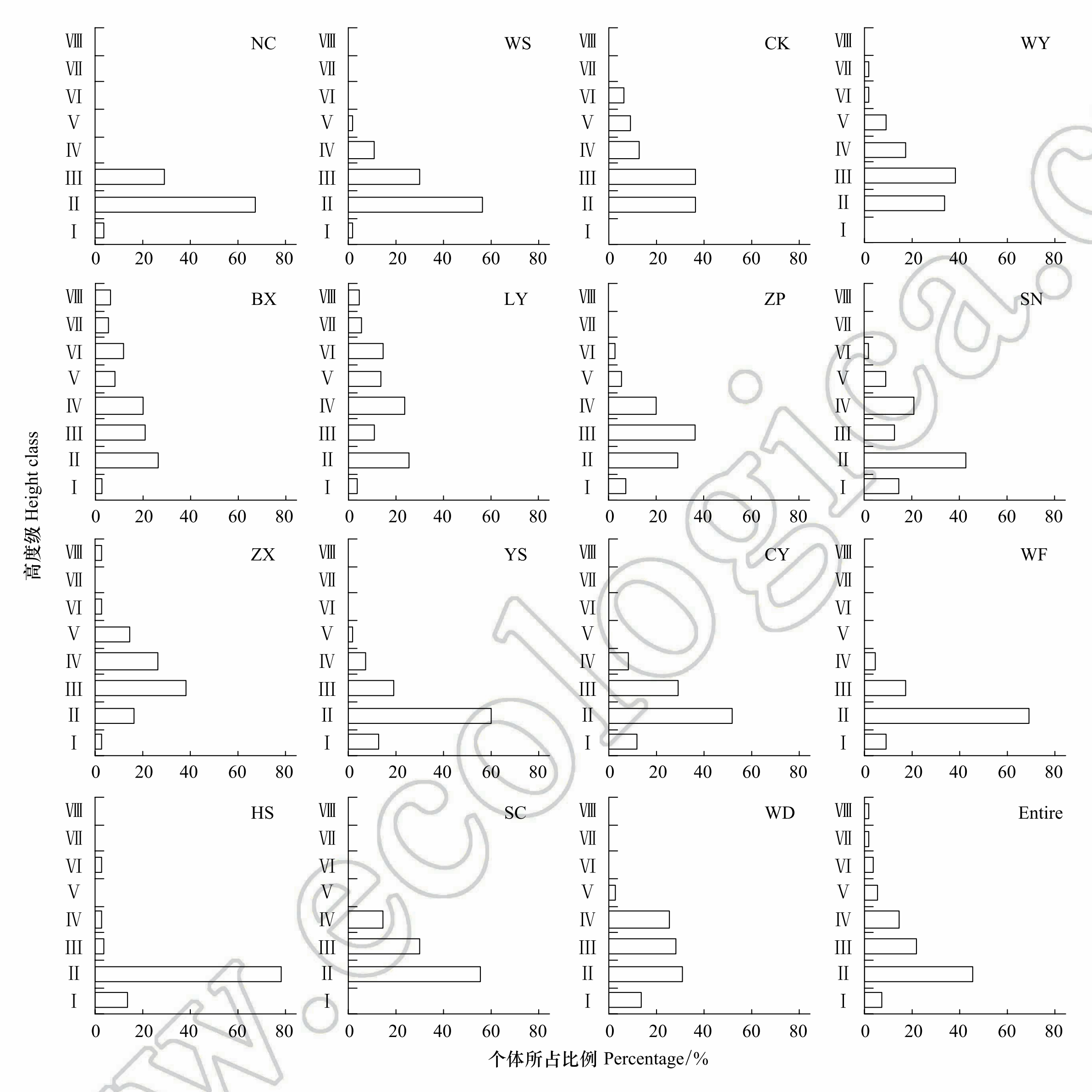


图 3 巴山榧树种群高度级结构

Fig.3 Height class structure of *T. fargesii* populations

3.4 巴山榧树种群静态生命表

如前所述,除宝兴种群外,其余种群的径级结构不完整,尤其是异常型种群的径级分布较少,各局域种群的年龄结构差异较大,故未分别编制生命表,而以所有种群为对象编制巴山榧树静态生命表。根据种群径级分布,巴山榧树种群大小在第 1 龄级和第 9 龄级时发生波动,分别小于第 2、3、4 龄级和第 10 龄级的存活数(a_x),因此采用匀滑技术对 1—4 龄级和 8—11 龄级进行分段匀滑处理[36],并根据修正后的存活数(a_x *)编制生命表(表 3)。由表 3 可知,巴山榧树种群的生命期望(e_x)在不同龄级间变化较大(变异系数为 30.14%),其中第 8 龄级的生命期望最高;第 3、7 龄级由于死亡率高,种群的生命期望较低;最后 3 个龄级的巴山榧树大树处于生理衰亡期,种群生命期望越来越低。

表 3　巴山榧树种群静态生命表

Table 3　Static life table of *T. fargesii* population

龄级 Age class	径级/ cm Diameter class	组中值 Data	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x	S_x
1	0—2.5	1.25	65	379	1000	6.908	282	0.282	859	2028	2.028	0.332	0.718
2	0—2.5	1.25	491	272	718	6.576	282	0.393	577	1169	1.629	0.500	0.607
3	2.5—7.5	5	244	165	435	6.076	282	0.648	294	592	1.361	1.046	0.352
4	7.5—12.5	10	74	58	153	5.031	63	0.414	121	298	1.948	0.534	0.586
5	12.5—17.5	15	34	34	90	4.497	29	0.324	75	177	1.971	0.391	0.676
6	17.5—22.5	20	23	23	61	4.106	26	0.435	47	102	1.674	0.571	0.565
7	22.5—27.5	25	13	13	34	3.535	21	0.615	24	54	1.577	0.956	0.385
8	27.5—32.5	30	5	5	13	2.580	3	0.200	12	30	2.300	0.223	0.800
9	32.5—37.5	35	3	4	11	2.357	3	0.250	9	18	1.750	0.288	0.750
10	37.5—42.5	40	5	3	8	2.069	3	0.333	7	9	1.167	0.405	0.667
11	≥42.5	≥45	2	2	5	1.663	-	-	3	3	0.500	1.663	-

a_x:存活数,survival number of x age class;a_x * :a_x修正值,the correction value of a_x;l_x:标准化存活数,standardized survival number of x age class;$\ln l_x$:l_x的自然对数,the natural logarithm of l_x;d_x:死亡数,standardized number of mortality from x to x+1 age class;q_x:死亡率,mortality rate from x to x+1 age class;L_x:x 到 x+1 龄级的平均存活数,average survival number from x to x+1 age class;T_x:x 龄级及以后各龄级的存活个体总数,total number of survival individual of x age class and surpassing x age class;e_x:进入 x 龄级个体的生命期望,life expectancy of individual in x age class;k_x:消失率,disappearance rate of x age class;S_x:存活率,survival rate of x age class

3.5　存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线

由图 4 可知,巴山榧树种群存活曲线在第 1—3 龄级几乎呈直线下降趋势,进入第 4 龄级后,逐渐趋于平缓,与 Deevey 经典存活曲线比较,巴山榧树种群存活曲线趋于 Deevey-Ⅲ型(又称 C 型或凹型),其幼年期死亡率较高,存活数量下降趋势较明显,此后的死亡率较低而稳定。存活曲线是对生命表和年龄结构的重要反映,凹型存活曲线反映的是增长型种群的动态特征[44]。巴山榧树种群存活曲线的形状表明其处于增长状态,这与种群径级结构的分析结果相吻合。

从图 5 可以看出,死亡率曲线和消失率曲线变化趋势一致,巴山榧树种群存在 2 个消亡高峰,分别发生在第 3 龄级和第 7 龄级,其中第 3 龄级的死亡率和消失率最高。这可能是由于巴山榧树幼年期生存竞争能力不强,并且随着巴山榧树径级的增加,对环境资源的需求增多,种群内和种群间的资源竞争加剧,致使大量个体死亡,尤其是在第 3 龄级和第 7 龄级遭受了环境筛的强烈筛选。

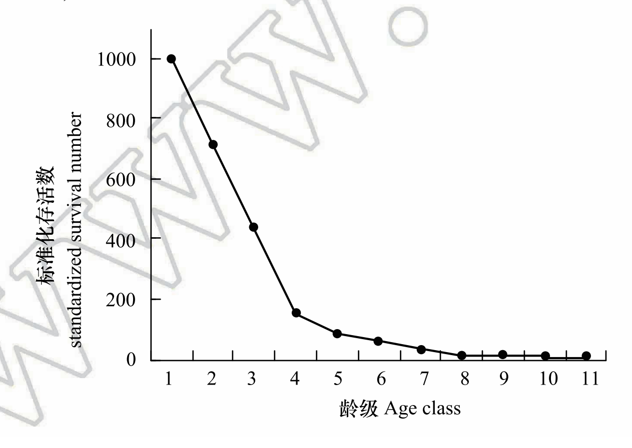


图 4　巴山榧树种群存活曲线

Fig.4　Survivorship curve of *T. fargesii* population

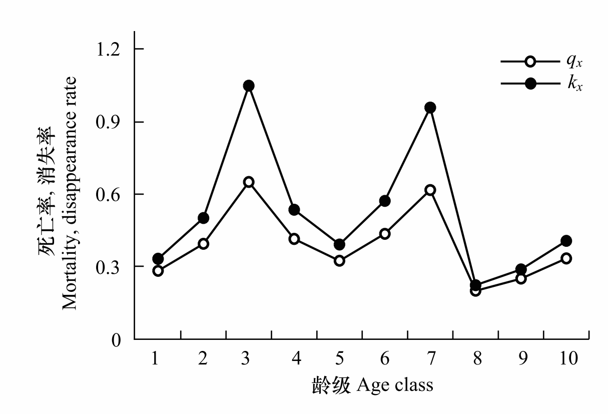


图 5　巴山榧树种群死亡率和消失率曲线

Fig.5　Mortality rate (q_x) and disappearance rate (k_x) curves of *T. fargesii* population

3.6 种群数量动态的谱分析

由于巴山榧树种群各龄级的个体数量相差较大,故在利用谱分析公式计算时需要对各龄级的个体数量进行对数化处理,即用 $X'_t = \ln(a_x+1)$ 替换公式中的 X_t[41-43]。在本研究中,由于巴山榧树龄级共划分为 11 级,因此采用内插法补充至 12 级,总波序 $k=p=n/2$,即 $k=12/2=6$,计算各波形的振幅 A_k 值($k=1,2,3,4,5,6$),结果见表 4。A_0 为周期变化的平均值,也称零次谐波;A_1 为基波或一次谐波;A_2 为二次谐波,……,A_6 为六次谐波,其周期分别是基波周期的 1/2,……,1/6。

从谐波 A_1—A_6 振幅值的变化来看,各局域种群及整个种群的基波 A_1 值最大,表明其在种群数量动态中所起的作用最大。基波表现了基本周期的波动,其周期长度为种群本身所固有,由种群波动特性所决定[35,41]。因此,巴山榧树种群的数量动态变化主要受物种生物学特性的控制,具有明显的大周期。由于巴山榧树种群时间系列总长度($n=11$)较短,尚不能表现出明显的固有波动周期长度。从整个种群来看,由于巴山榧树种群存活数几乎随龄级的增长而减少(表 3),各谐波的振幅随之也呈现出有规律地变化,因此种群数量的小周期性波动不明显。对于局域种群而言,许多种群不同龄级的个体数量分布波动明显,种群天然更新动态除受基波的影响外,往往还显示出明显的小周期波动。镇坪种群(ZP)波动主要发生在 A_2 和 A_3,武都种群(WD)波动主要发生在 A_3,城口种群(CK)、万源种群(WY)、略阳种群(LY)、竹溪种群(ZX)、英山种群(YS)、霍山种群(HS)和商城种群(SC)波动主要发生在 A_4,宝兴种群(BX)波动主要发生在 A_3 和 A_4。其中 A_2 在空间序列 DBH 为 5cm 处,对应 3 龄级;A_3 在空间序列 DBH 为 15cm 处,对应 5 龄级;波动发生在 A_4,在空间序列 DBH 为 25cm 处,对应 7 龄级。这些小周期波动与巴山榧树幼龄和中龄阶段的生长有关,进入这些时期的幼树和中树由于对光照和营养空间等需求的逐渐增大,发生了强烈的自疏和他疏作用,其中有相当一部分植株因得不到足够的环境资源而死亡,这些时期的种群数量动态反映在生命表中则是第 3 龄级和第 7 龄级存在较高的死亡率和较低的生命期望。从种群的数量动态特征可以看出,各局域种群的动态并不是完全同步的。

表 4 巴山榧树种群的周期性波动

Table 4 Periodic fluctuation of *T. fargesii* population

种群 Population	谐波 Resonance spectra						
	A_0	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	A_6
NC	0.4352	0.8304	0.7231	0.5825	0.4533	0.3766	0.3766
WS	0.7849	1.4072	1.0004	0.5412	0.2278	0.1600	0.1600
CK	0.8583	1.1600	0.5185	0.3574	0.2674	0.3048	0.3048
WY	0.8966	1.3301	1.0352	0.5445	0.2696	0.3390	0.3390
BX	1.8428	0.9852	0.3797	0.5775	0.3811	0.3928	0.3928
LY	1.6184	1.4502	0.5938	0.26854	0.2361	0.2659	0.2659
ZP	0.8984	1.1492	0.4919	0.7135	0.4351	0.3667	0.3667
SN	1.3993	1.9534	0.5239	0.4970	0.2894	0.1205	0.1205
ZX	1.1148	1.3762	0.5067	0.3569	0.1125	0.1223	0.1223
YS	0.9030	1.3861	0.8592	0.4697	0.1196	0.2317	0.2317
CY	0.8467	1.4460	0.8525	0.2804	0.1897	0.1319	0.1319
WF	0.6693	1.230	0.9390	0.5580	0.2094	0.0349	0.0349
HS	1.0830	1.5928	1.0441	0.85980	0.2320	0.2597	0.2597
SC	0.7776	1.3973	0.9761	0.4424	0.2291	0.4669	0.4669
WD	0.8478	1.3410	0.5929	0.0884	0.0932	0.2074	0.2074
全部 Total	3.2407	2.0133	0.8566	0.5109	0.3331	0.2069	0.2069

A_0—A_6:表示各谐波的振幅,represents the amplitudes of every harmonic

4 讨论

巴山榧树零星分布于我国亚热带部分山地的局部区域,散生于常绿阔叶林、针阔叶混交林、常绿落叶阔叶

混交林或灌丛中[8-9]。调查显示,巴山榧树种群密度低,种群规模小,在 15 个分布地区共 18000m^{2}的代表性样地中仅发现 900 余株,较低的种群密度及岛状间断分布特征证实了该物种的残遗性。

径级和高度级常用于表示种群结构,可以反映个体在时间和空间上的配置差异[3,36]。从整体上看,巴山榧树种群中幼苗极度匮乏,中龄个体偏少,种群的潜在更新能力很弱,难以保持长期稳定。我们前期研究发现,巴山榧树结实率低,种子早落,且易遭受松鼠尤其是飞鼠(鼯鼠)的取食,成熟种子产量极低;同时,巴山榧树种子还具有休眠特性,种子萌发率低[15]。这些可能是导致巴山榧树天然种群中幼苗数量稀少,一些局域种群幼苗缺失的主要原因。种子和幼苗是植物生活史中十分关键的环节[15],种子和幼苗严重不足已成为制约巴山榧树种群天然更新发展的主要瓶颈。巴山榧树幼苗阶段喜阴,而幼树和成年植株光照不足则可能引起生长不良、花芽分化和种子发育受阻[8-9,15]。在巴山榧树种群中,幼树占有绝大部分比例,处于群落灌木层,由于受到上层优势植物的遮蔽,缺乏对光照和营养空间的有力竞争,幼树或缓慢生长或逐渐死亡,致使中龄级个体数量稀少或断层。从局部来看,宝兴种群(BX)、略阳种群(LY)、神农架种群(SN)和竹溪种群(ZX)等基本正常型种群的径级数量较多且分布连续,幼龄个体资源相对充足,径级结构大体上均呈金字塔型;南川种群(NC)、巫山种群(WS)、五峰种群(WF)和商城种群(SC)等异常型种群的径级缺失较严重,以小径级居多,幼苗和中树稀少或缺失,径级结构大体上呈正态分布。野外调查显示,异常型种群大多分布在人类活动频繁区域,受农垦、樵采和放牧等的影响较大,原生境及森林植被破坏是造成异常型种群径级缺失的重要原因。例如,南川种群(NC)的原生境和天然植被破坏极为严重,常绿落叶阔叶混交林已退化为落叶次生灌丛群落,加之喀斯特地貌立地条件差,植物长势不好,导致巴山榧树的径级结构和高度级结构仅具Ⅰ—Ⅲ级。巫山种群(WS)、五峰种群(WF)、商城种群(SC)和万源种群(WY)等分布地区受人为干扰后的植被退化为斑块状次生林,水土流失引起林下土层变薄、肥力降低、含水量下降,严重影响到种子萌发和幼苗生长,致使种群密度低、幼苗稀少或缺失。此外,巴山榧树的材质优良,极易成为采伐对象,乱砍滥伐是造成不少局域种群缺乏中树和大树的一个重要原因。可见,人类对资源的过度开发和不合理利用极大地影响了巴山榧树种群的稳定和发展,加快了巴山榧树种群衰落和消亡的速度。

从生命表及相关的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线也可以看出巴山榧树种群的衰退迹象,巴山榧树种群幼龄阶段死亡率和消失率高,在第 3 龄级出现第一个消亡高峰,而中龄阶段的死亡率和消失率仍相当高,在第 7 龄级出现第二个消亡高峰,消亡高峰期的出现可能是巴山榧树种群濒危的重要原因。巴山榧树种群具有前期锐减和后期衰退的特征,种群存活曲线趋于 Deevey-Ⅲ型,这与云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*)[38]、南方红豆杉(*T. chinensis* var. *mairei*)[42]和沉水樟(*Cinnamomun micranthum*)[43]等珍稀植物的特点基本一致。谱分析结果显示各局域种群的动态不完全同步,种群动态呈基本周期内的小周期波动,发生在第 3、7 龄级的小周期波动较为明显,其波动既与巴山榧树生物学特性有关,也与种内种间竞争及人为干扰程度不同有关,这反映了巴山榧树种群天然更新过程的数量动态特征。

异质种群理论认为,局域种群可能因破碎化生境的随机变化而发生随机灭绝,也可能因个体在生境斑块间的迁移而建立新的局域种群[43,45]。受生境破碎化的影响,巴山榧树各离散分布斑块面积有限,所能维持的种群较小,小种群中极易发生遗传漂变和近交衰退[46],最终可能导致部分局域种群的灭绝。周先容等[9]研究发现海拔可能是影响巴山榧树分布的最主要生态因子,随着全球气候变暖,巴山榧树的最适海拔将发生上移,其生境破碎化程度将会进一步加剧,物种生存将面临严重威胁。

针对巴山榧树种群现状及濒危原因,一方面应加强对巴山榧树种群及栖息地的保护,首先,应加强对巴山榧树各局域种群的就地保护,防止栖息地及生态系统的破坏。对于分布在保护空白区域的局域种群,如宝兴种群(BX)、略阳种群(LY)、镇坪种群(ZP)和五峰种群(WF)等应建立自然保护小区,加大就地保护力度。由于巴山榧树局域种群较多,可以优先保护那些种群结构较完整的正常型种群。其次,对于个体数量稀少、径级缺失较多和生境破坏严重的异常型种群可采取迁地保护措施,将其移栽至巴山榧树适生区域。另一方面要深入开展巴山榧树生物生态学特征及繁育研究,探寻影响巴山榧树种子产量和质量的主要因素以及种子休眠的

具体原因和解除方法,提高种子萌发率和成苗率,尤其应加强扦插繁殖和组织培养等无性繁殖试验研究,为巴山榧树种质资源保护和种群恢复奠定基础;针对巴山榧树可能在郁闭度适宜的林中才能正常生长发育这一现象,开展巴山榧树光合生理及林窗特征研究,并采取相应措施调节群落郁闭度,增强巴山榧树种群的天然更新能力。

参考文献(References):

[1] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 海龙, 张雷, 张胜利, 徐鹏雁. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.

[2] 易雪梅, 张悦, 王远遐, 姬兰柱, 吴培莉. 长白山水曲柳种群动态. 生态学报, 2015, 35(1): 91-97.

[3] 韩路, 王家强, 王海珍, 宇振荣. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态. 生态学报, 2014, 34(16): 4640-4651.

[4] 刘海燕, 杨乃坤, 邹天才, 黄丽华, 汪建文. 贵州特有植物贵州槭的种群结构及动态研究. 广西植物, 2016, 36(5): 548-556.

[5] 刘金福, 洪伟, 吴则焰, 付达靓, 何中声, 代立春, 陆继策. 孑遗植物水松(*Glyptostrobus pensilis*)种群生命表和谱分析. 武汉植物学研究, 2008, 26(3): 259-263.

[6] 康宁, 汤仲埙. 榧属分类学研究. 植物研究, 1995, 15(3): 349-362.

[7] 郑万钧, 傅立国. 中国植物志第七卷. 北京: 科学出版社, 1978.

[8] 周先容, 张薇, 何兴金, 周颂东, 余岩, 汪建华. 巴山榧树(*Torreya fargesii*)资源及其保护研究. 东北林业大学学报, 2012, 40(2): 42-46.

[9] 周先容, 余岩, 周颂东, 何兴金. 巴山榧树地理分布格局及潜在分布区. 林业科学, 2012, 48(2): 1-8.

[10] 汪松, 解焱. 中国物种红色名录-第一卷: 红色名录. 北京: 高等教育出版社, 2004.

[11] 国家林业局, 农业部. 国家重点保护野生植物名录(第一批). 中华人民共和国国务院公报, 2000(13): 39-47.

[12] 周先容, 周颂东, 何兴金, 尚进, 江波. 大娄山区巴山榧树遗传多样性的 RAPD 分析. 东北林业大学学报, 2011, 39(2): 24-27.

[13] 周先容, 尚进, 陈发波, 宋晓宏, 江波. 巴山榧树及近缘种的 *psb*A-*trn*H 序列分析. 西部林业科学, 2015, 44(1): 16-21.

[14] 马俊, 陈发波, 周先容, 汪建华, 宋晓宏. 不同地理种群巴山榧树及近缘种叶绿体 *trn*L-*trn*F 序列的分析. 基因组学与应用生物学, 2014, 33(5): 1053-1058.

[15] 江波, 周先容, 龚练, 秦明一, 盛亚莉, 郑永红, 李枝. 巴山榧树种子特性与幼苗生长规律. 种子, 2016, 35(10): 14-18.

[16] Xie X L, Jiang B, Zhou X R, Zhao L X, Wang J H, Shang J. Allelopathic effects of aqueous extract of *Torreya fargesii* aril on seed germination and seedling growth of radish, mustard and cabbage. Agricultural Biotechnology, 2016, 5(4): 11-17.

[17] 汪建华, 周先容,何兴金, 尚进, 江波. 金佛山巴山榧树灌丛群落的种类组成及结构分析. 西南大学学报自然科学版, 2013, 35(7): 32-38.

[18] 汪建华, 周先容, 尚进, 江波, 张燕, 何秀利. 金佛山喀斯特山地灌丛巴山榧树群落特征. 四川师范大学学报自然科学版, 2014, 37(3): 389-395.

[19] Jiang B, Wang J H, Shang J, Zhou X R. Characters and species diversity of *Torreya fargesii* Franch. community in the Jinfo mountains. Journal of Landscape Research, 2016, 8(2): 71-74.

[20] 汪建华, 周先容, 尚进, 江波, 杨利平. 金佛山巴山榧树灌丛群落主要木本植物种群生态位特征. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1135-1141.

[21] 周先容, 汪建华, 尚进, 江波, 王霞. 金佛山喀斯特山地巴山榧树灌丛群落优势灌木种群的种间关系. 西南大学学报自然科学版, 2016, 38(9): 88-94.

[22] 刘正宇. 重庆金佛山生物资源名录. 重庆: 西南师范大学出版社, 2010.

[23] 肖文发, 陈龙清, 苏化龙, 林英华, 聂必红. 重庆五里坡自然保护区生物多样性. 北京: 中国林业出版社, 2009.

[24] 许冬焱. 大巴山自然保护区珍稀濒危植物及其保护. 安徽农业大学学报, 2004, 31(4): 469-474.

[25] 黄琴, 邓洪平, 王茜, 宗秀虹, 杨小艳, 王国行. 四川花萼山国家级自然保护区野生种子植物区系多样性分析. 西北植物学报, 2015, 35(10): 2103-2110.

[26] 曾珍, 罗怀斌, 范建容, 刘飞. 四川宝兴森林分布及受损特征. 山地学报, 2014, 32(3): 284-292.

[27] 潘磊, 庞宏东, 唐万鹏, 肖文发, 雷静品, 黄志霖, 崔鸿侠, 曾立雄. 神农架锐齿槲栎林植物区系及群落特征研究. 南京林业大学学报自然科学版, 2014, 38(5): 67-72.

[28] 关良福. 湖北十八里长峡自然保护区红豆杉林的调查研究. 中国野生植物资源, 2008, 27(3): 12-16.

[29] 许国权, 段海生. 湖北桃花冲国家森林公园蝶类资源及区系研究. 江汉大学学报自然科学版, 2008, 36(2): 75-78.

[30] 张娥, 汪正祥, 李泽, 田凯. 湖北崩尖子自然保护区珍稀濒危植物保护优先性评价. 西部林业科学, 2015, 44(6): 100-105.

[31] 李作洲, 王力钧, 黄宏文, 唐登奎, 蒲云海, 郑昌毅. 湖北后河国家级自然保护区生物多样性及其保护对策 Ⅰ. 生物多样性现状及其研究. 武汉植物学研究, 2005, 23(6): 592-600.

[32] 邓懋彬, 魏宏图, 姚淦. 皖西霍山县白马尖植物区系和植被. 植物生态学与地植物学丛刊, 1983, 7(2): 113-121.

[33] 张琰, 张淼. 黄柏山国家森林公园生态旅游资源评价. 世界生态学, 2015, 4(1): 6-15.

[34] 郑智, 龚大洁, 张乾, 赵海斌. 白水江自然保护区植物物种多样性的垂直格局: 面积、气候、边界限制的解释. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3390-3398.

[35] 刘海洋, 金晓玲, 沈守云, 张日清. 湖南珍稀濒危植物——珙桐种群数量动态. 生态学报, 2012, 32(24): 7738-7746.

[36] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 王广艳, 张小平. 大别山五针松种群结构及动态研究. 长江流域资源与环境,2016, 25(1): 55-62.

[37] Wratten S D, Fry G L A. Field and Laboratory Exercises in Ecology. 2nd ed. London: Edward Arnold, 1980.

[38] 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 陈智勇. 云南红豆杉种群结构与生命表分析. 林业科学研究, 2005, 18(6): 651-656.

[39] 郭连金, 徐卫红. 武夷山米槠种群结构及谱分析. 植物研究, 2007, 27(3): 325-330.

[40] 张维, 焦子伟, 尚天翠, 杨允菲. 新疆西天山峡谷海拔梯度上野核桃种群统计与谱分析. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1091-1098.

[41] 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 张斌, 程佳佳. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析. 应用与环境生物学报, 2010, 16(1): 1-6.

[42] 洪伟, 王新功, 吴承祯, 何东进, 廖成章, 程煜, 封磊. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1109-1112.

[43] 陈远征, 马祥庆, 冯丽贞, 黄勇来, 郑群瑞. 濒危植物沉水樟的种群生命表和谱分析. 生态学报, 2006, 26(12): 4267-4272.

[44] 刘智慧. 四川省缙云山栲树种群结构和动态的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 120-128.

[45] Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biological Journal of the Linnean Society, 1991, 42(1/2): 17-38.

[46] Lienert J. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations—a review. Journal for Nature Conservation, 2004, 12(1): 53-72.